

## 西田 誠\*: ミズワラビの分類学的位置\*\*

Makoto NISHIDA\*: Systematic position of *Ceratopteris thalictroides*\*\*

(Pl. IV)

ミズワラビはシダ類の中では水生という特異な生態を示し、それに適応した独特の形態をもっているので、その分類学上の位置を考察するにあたって単に成体の比較形態学的な面から論ずるだけでは充分とはいえない。

古来ミズワラビの分類学上の位置についてはいろいろの説が提唱されているが、その主な論議はミズワラビを、独立の科（ミズワラビ科）を設けて他のシダと区別して分類するか否かということである。しかし、ミズワラビ科として独立させるにせよ、また他の科の二三の群に編入させるにせよ、何れにしてもミズワラビをイワガネゼンマイ族 *Gymnogrammoid ferns* の一員と考えるか、あるいはその近縁群に類縁性があるというようにほぼ結論づけられている。もう少し広くいえば、Copeland (1947) のイノモトソウ科 *Pteridaceae* の範疇に入れるか、あるいはそれにごく近いものであるというのが一般的な見解である。独立科としてみとめている主な者は Diels (1900), Ching (1940), Copeland (1947), Pichi-Sermolli (1958, '59), 及び Tagawa (1959) などであり、他の科の中に編入している主な者は Bower (1928), Christensen (1938), Holttum (1947, '49 '54) 及び Alston (1956) などである。

分類の歴史 はじめてミズワラビ科 *Parkeriaceae*<sup>1)</sup> を立てたのは Hooker (1825) である。そこでは孢子嚢に環帯がないことを強調しているが、これはミズワラビ属の新大陸に見られる種 *Ceratopteris pteridoides* (Hooker のいう *Parkeria pteridoides*) を基準種として観察したためである。環帯がない場合はしばしば見られるが、決して正常な現象ではない。Hooker はさらに、具体的な例証をあげていないが、*Marsileaceae* に近縁であろうと示唆している。

Diels (1900) はそれを踏襲して、孢子嚢が脈に沿って散在し、決してまとまった孢子嚢群を作らないこと、および孢子嚢が大型の球形で、環帯が多数 (50—70 個) の幅広い細胞から成り、完全に孢子嚢をとりまき、時には退化消失して環帯を欠くこともあるなどの点をあげて、ミズワラビ科を独立科として認めている。それには Kny (1875) の発生学的研究があづかって力あったようである。しかし Diels は Prantl (1881) が孤立した孢子嚢の排列に関してフサシダ科と近縁性があるといっているのには批判的であった。

\* 千葉大学文理学部植物学教室・Botanical Laboratory, Chiba University, Konakadai, Chiba.

\*\* 千葉大学系統植物学研究室要報, No. 5. Contributions from Laboratory of Phylogenetic Botany No. 5.

1) Hooker は *Parkeriaceae* を order として立てたのであるが当時の order は現在の family に相当する。

しかしミズワラビの系統や分類学上の位置をはじめて比較解剖学的見地から深く考察したのは Bower (1928) である。彼はミズワラビを *Gymnogrammoid ferns* の中の4群のうち比較的原始的な型の孢子囊をもった一群として、タチシノブ属 *Cnychium*, リシリシノブ属 *Cryptogramma* などと共にひとまとめにしている。彼の *Gymnogrammoid ferns* の中には II. イワガネソウ群 *Gymnogrammoid sensu stricto*, III. ハコネシダ群 *Adiantoid*, 及び IV. ヒメウラジロ群 *Cheilanthoid* の3群が含まれている。これらはコバノイシカグマ属 *Dennstaedtia* のような葉縁に上下2弁の包膜をもったものから派生し、下側の包膜が退化消失し、上側のものが内側にそりかえって子囊群をつつむようになった一群である。その共通の特徴とするところは子囊群が葉面に生ずること、葉縁はいろいろな程度にそりかえって子囊群を保護すること、子囊群は脈に沿って長くのび、さらに脈を中心として左右にひろがる傾向にあるなどということである。そして Bower はミズワラビの孢子囊が大型で、子囊群を作らず脈に沿って1個ずつばらばらに生ずるという特異性はリシリシノブ属のようなシダが水中生活に適應した結果みちびかれたものであると考えた。この Bower の考察はその後の分類学者の考え方の根底をなすものであった。すなわち Christensen (1938) は Bower の説をほとんどそのまま容認して、広義のウラボシ科中のイワガネゼンマイ亜科 *Gymnogrammoideae* を A) リシリシノブ群 *Cryptogrammeae*, B) ミズワラビ群 *Ceratopteridea*, C) イワガネゼンマイ群 *Gymnogrammeae*, D) ハコネシダ群 *Adiantaeae*, E) ヒメウラジロ群 *Cheilanthaeae* の5群に分類し、Ching (1940) はミズワラビ科を認めたがその分類学的位置を広義のウラボシ科を4系統に分けたそのうちのひとつ *Pterido-Gymnogrammoid series* の中に置き、タカワラビ群 *Dicksonioid stock*—イワヒメワラビ科 *Hypolepidaceae*—イノモトソウ科 *Pteridaceae*—ヒメウラジロ科 *Sinopteridaceae*—イワガネゼンマイ科 *Gymnogrammaceae*—

—ミズワラビ科 *Ceratopteridaceae*  
 —ハコネシダ科 *Adiantaceae*  
 —タキシシダ科 *Antrophyaceae*—シシラン科 *Vittariaceae*—サジラン科 *Loxogrammeae* という系列を考えた。Copeland (1947) も孢子囊の退化した構造を重要視してミズワラビ科 *Parkeriaceae* をまとめ、イノモトソウ科中のヒメウラジロ属 *Cheilanthes* に最も近縁のものであり、明かにイノモトソウ科から由来したものであると考えた(彼のイノモトソウ科には Ching の *Gulcitaceae*, コバノイシカグマ科 *Dennstaedtiaceae*, ホングウシダ科 *Lindsaeaceae*, イワヒメワラビ科 *Hypolepidaceae*, イノモトソウ科, ヒメウラジロ科, イワガネゼンマイ科, ハコネシダ科, フジシダ科 *Monachosoraceae*, ミモチシダ科 *Acrostichaceae* が含まれる)。Holttum (1947, '49, '54) は Copeland のオシダ科 *Aspidiaceae*, シシガシラ科 *Blechnaceae*, チャセンシダ科 *Aspleniaceae*, シノブ科 *Davalliaceae*, それにコバノイシカグマ属, ホングウシダ属 *Lindsaya*, イノモトソウ属 *Pteris*, およびその近縁属(イノモトソウ科の一部)を含めた大きなコバノ

イシガグマ科 *Dennstaedtiaceae* を設け、それに対立させてクジャクシダ科を設けてイワガネゼンマイ亜科とシシラン亜科を含め、前亜科中にイワガネゼンマイ属、ヒメウラジロ属、クジャクシダ属などと共にミズワラビを入れている。そして Bower の説を支持して、クジャクシダ属と *Anemia* (フサシダ科) の前葉体の細胞に見られる肥厚膜をとりあげて、クジャクシダ科がフサシダ科と共通の祖先をもつものであると考えた。

Alston (1956) は Holttum の分類系をほぼ踏襲しシシラン科を除いたクジャクシダ科の中にミズワラビを入れている。しかしそこにあげてある各属の染色体数 ( $n$ ) はミズワラビの 76—78 をのぞき、他はすべて 29 または 30 である。

Pichi-Sermolli (1958, '59) はシダ類中のイノモトソウ目 *Pteridales* 中にシシラン科、クジャクシダ科、イワガネゼンマイ科などと対立させてミズワラビ科をみとめているが、彼の分類法はこまかすぎ、イノモトソウ目はシシラン科を除外して、Copeland のイノモトソウ科からタカワラビ群、コバノイシガグマ群、ホングウシダ群を除いたものに相当し、したがって、ミズワラビ科を独立させてはいるが、その系統分類学的な評価はミズワラビを *Gymnogrammoid ferns* の中に入れた Bower のそれを踏襲しているものと云える。

ヒメウラジロ群の孢子群は、例えば *Pellaea* の孢子嚢は葉縁にごく近い細胞から生じ、フサシダ科の孢子嚢が (例えば *Mhoria*) 葉縁の細胞から生ずるのと関連性があり、さらに両者ともに葉縁に近い上面の組織が伸長して偽葉縁 *flange* となりその結果葉縁の細胞は内面に移行するという共通の性質をもっている (Bower 1928, p. 83, fig. 638; p. 95, fig. 645)。またミズワラビの孢子嚢は大型で殆んど無柄葉脈に沿って1個づつばらばらに生じて、まとまった子嚢群を作らないが、これもフサシダ科のそのつき方に基本的には類似している (Bower 1926 p. 157, fig. 441)。このようにミズワラビを含めて、*Gymnogrammoid ferns* とフサシダ科の類縁性は Bower 以来一般に支持されている。

いままで述べたように Bower の比較解剖学を基調にした分類学的考察の他に、配偶体から見た系統の考察が二三ある。Mahabale (1948) は造精器が前葉体の翼片の縁辺や末端に生ずる点でゼンマイ属のそれに類似し、また造精器形成の様式は *Anemia* 型であることを理由として、Bower の説を支持してゼンマイ科とフサシダ科との関連性を強調しているが、前葉体全般の形態については他のシダとの著しい類似性が見られないと報告し、最後に Bower のいうように水生に適應したリシシノブ群に類縁性があると考えるのが一番よいようであるとしている。Stokey (1951) は Kny (1875) と Mahabale の観察を基にして他のシダと比較し、造精器が半ば前葉体の組織中に埋れているという著しい特徴をのぞいて、前葉体の形態はヒメウラジロ群のそれに非常によく似ているといい、この点 Copeland の説に同調している。

一方、百瀬博士はミズワラビの前葉体の特徴をあげ、個々の特徴に関する他のシダの

前葉体との類似性を列挙したり。すなわち、1: 胞子が大型 (水生シダ類, カニクサ *Lygodium*, *Anemia*, さらに多少とも *Gymnogrammoid* のものにこの傾向がある); 2: 胞子が発芽して原糸体を作らずに直ちに多細胞列の前葉体になる (ハナヤスリ目, リュウビンタイ目, フサシダ科 (カニクサ, *Anemia*), コケシノブ科 *Hymenophyllaceae*, さらにヒメウラボシ科 *Grammitidaceae* にもこの傾向がある); 3: 胞子発芽の様式は centripetal germination<sup>2)</sup>; 4: 前葉体は偏側成長 lateral growth を行い左右非相称となる (*Anemia*, モエジマシダ, *Gymnogrammoid* にも多少この傾向がある); 5: 翼の縁細胞は波うつ (カニクサ, *Anemia* にも見られる); 6: 造卵器の生ずる中褥 (midrib; cushion) は他のシダに比べてうすい; 7: 造精器は翼の縁に, 半ば埋れて生ずる (ハナヤスリ目, リュウビンタイ目, デンジソウ科 *Marsileaceae*)。かくして百瀬博士はミズワラビは, フサシダ科 (カニクサ) とデンジソウを結ぶ系統の中間に位置し, *Gymnogrammoid ferns* にも類縁があると結論した。これはミズワラビの系統をはっきりと論じた数少ない論議の一つである。しかし私は上記の7点が皆一様に系統学上等価値のものであるとは思わない。4: 偏側生長, 5: 葉縁細胞の膜の凹凸 (波うつこと), 6: 中褥の厚さなどは系統とは別な, 形態形成上の問題と思われる。そして 7: 造精器の生ずる場所と埋没性が最も重要な系統を反映した特徴であり, 次いで, 3: 発芽様式, 2: 原糸体を作らぬこと, 1: 大型の胞子が重要であると思う。以上のような観察結果からは, 私にはミズワラビは一方ではデンジソウと, もう一方では下等なシダと関係がありそうであるとしか結論づけられない。

論 議 Copeland (1947) はミズワラビの胞子囊の形態を退化したものと考え, ミズワラビがイノモトソウ科から派生したものであるとして primitive なものとは考えていない。しかし前葉体の造卵器の頸溝細胞はシダ類に一般的な2核性のものよりも, むしろ3—4核性の場合が多いこと<sup>3)</sup>, そして頸溝細胞が完成される前に腹溝では卵細胞と腹溝細胞が分裂し終っていることなどは原始的と考えられるシダに一般的な現象である (Nishida and Sakuma 1961)。したがって胞子囊の環帯にいろいろな変異が見られるにもかかわらず, 完全環帯がしばしば見られるということは胞子囊の退化とみるよりも, 原始的な形質のあらわれであると考えたい。そして脈に沿って胞子囊が一つ一つばらばらに生じ, 子囊群を作らないこと, および胞子囊がほとんど無柄であることは, フサシダ科に, 特に葉縁が内側に折れ曲って胞子囊をおおう点では *Schizaea*

1) 1961年10月日本シダ学会第4回シンポジウム於ける講演。以下私のノートをもとにして論議をすすめるので, もし百瀬博士の意と異なることがあれば, それは私の責任である。

2) 百瀬博士は前に (1941) tangential germination であるとしている。

3) 矢部・保井両博士 (1913) によると頸溝細胞は2核性であるというが, 私の観察では4核性の場合が最も多く, まれに3核性のこともある。2核性のものは少ない。

*dichotoma* (Bower 1926 を見よ) に似ている。両者の環帯からみて ミズワラビがフサシダ科と共通の祖先をもち、後者よりも derivative なものであるという推定は一応納得できる。

ミズワラビの脈系 venation は網状脈であるが、幼体の第一葉では二分分枝脈である (Nishida 1962 fig. 2)。そして次々に出る葉が大型になるにつれて、二分分枝したとなりの脈同志がゆ着して網目 (areole) をつくる。網目は葉縁にまで達し、成体の葉では脈の末端まで網状の閉じられた脈である。網目の形式は *Syngamma* に、その形成過程は *Hemionitis* (Nayar 1956) によく似ている。これは羽軸に沿って網目が作られ、葉縁では叉状の遊離脈が明らかに残されている イワガネゼンマイ 属や ユノミネシダ属 *Histiopteris*, ある種の *Pellaea*, イノモトソウ属などとは、本質的には同じ様式ではあるが、かなりの相異がみとめられる。

Hooker が暗示したデンジソウとの関係を脈系の方からみると、同じ網状脈といっても形成の様式が異なる。すなわちデンジソウでは幼体第一葉ではまず 1 本の脈があり、成長した葉になるにつれて、葉身の基部は叉状脈であるが、先端は常に閉じられている。網目が作られるのは葉縁 (または葉の先端) から葉身の内部 (または葉の基部) 向ってである。これは網目が内から外に向って作られて行くイノモトソウ科やミズワラビとはかなり異なるものである。デンジソウの網状脈形成の様式はハナヤスリ属のそれと同型である (cf. Nishida 1957)。

百瀬博士も指摘したように、ミズワラビの前葉体において造精器が翼の縁に生ずることと、それが半ば組織中に埋もれてつくられるということは、いわゆる真のウシダ類にだけ見られる特徴であり、この系統学的な意義は重大である。またミズワラビの胞子発芽の様式を百瀬博士は、はじめ tangential germination と報じ (1941), 後に centripetal germination であると訂正されている。ミズワラビの胞子は膜が厚くて丈夫で、発芽の最初の細胞分裂がどのように、そしてどんな方向におこるか観察することはむずかしい。しかし胞子を寒天培地の上にまいて、初生仮根が伸びはじめた頃スライドグラス上にとり出し、カバーをかけて軽くおしつぶし胞子外膜をうまくこわして内部を観察すると発芽の様式を知ることが出来る (Fig. 1A-G, Pl. IVA-C)。それによれば胞子はまず初生仮根を分出し、次いでその隔膜とほぼ平行の面で、仮根とほぼ反対の極に分裂がおこり、前葉体細胞を分出する。これを見れば明かに tangential germination ではない。また初生仮根が二次的に (恐らく tropism により) 曲って伸長し、しばしば前葉体細胞の成長方向に向うことがあるので、一見したところでは centripetal germination のようでもあるが、これは前葉体の基原細胞が伸びて胞子外膜より突出することがなく、また前葉体細胞は胞子外膜の中ですでに何回か分裂をくりかえし、原糸体を

1) この論議を理解するためには百瀬静男 (1942) 本誌 18: 49—65, 139—152 を参照することが必要である。

つくらない、などの点でむしろ centrifugal germination というべきである。Centrifugal germination の一つの特徴として、基原細胞自身がさらに分裂することがあげられているが、その点を未だたしかめてはいないが、しかし基原細胞から初生仮根以外の2本目の仮根を生ずることはしばしばあり、このような現象は薄のうシダ類では全く見られないことである (Fig. 1, F および Pl. IV, A)。Centrifugal germination は、真のうシダ類とゼンマイ科だけに見られる発芽様式である。そして大型の胞子外膜の中で多少とも前葉体が形成されるというのは水生シダ類につながる形質である。

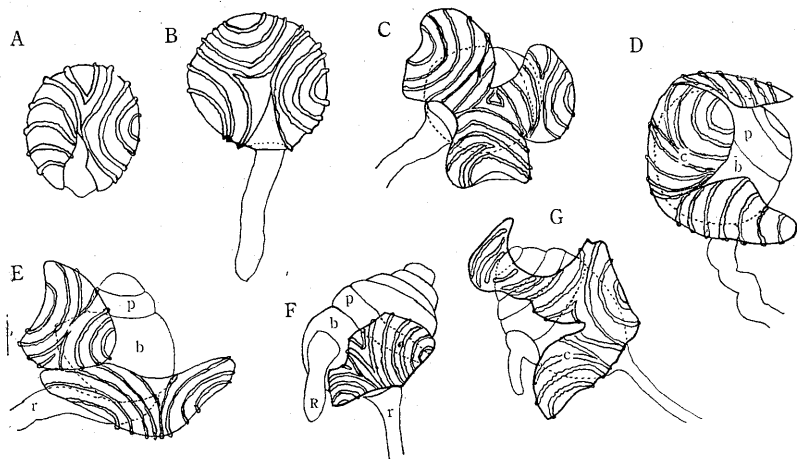


Fig. 1. Germinated spores forming juvenile prothallia; about a week after sowing on the agar. r: primary rhizoid, R: rhizoid, p: prothallial cell, b: basal cell, c: spore coat. No protonema is formed in the course of prothallial formation. This is "centrifugal germination", one of the three germination types proposed by Momose (1942). We find in fig. F that the second rhizoid is growing from the basal cell

一方染色体の研究の面からいうと、イノモトソウ科のイワガネゼンマイ 群は  $n=30$  のものが多く、その倍数体で  $n=60$ , 1個減少した  $n=29$ , その倍数  $n=58$  などである。これはミズワラビの  $n=77$  (Ninann 1956a; Manton 1954 は  $n=76-78$ ) で染色体の方からは、両者に類縁性があるとは消極的にすらいえない。Ninann はミズワラビの基本数を  $x=11$  と考え  $n=22$  のゼンマイ属と共通の祖先をもつものと考えたが、これは Bower のミズワラビの系統についての論義に同調するものである。

Ninann (1956b) はまたリュウビンタイ *Angiopteris* に  $n=40$ ,  $n=80$ , リュウビンタイモドキ *Marattia* に  $n=78$  を観察し、しかも染色体数が多い割には染色体自身が大型であるという点でリュウビンタイ目とミズワラビ科との類縁性を示唆した (Ninann 1956a)。また私はミズワラビの葉柄基部に生ずる托葉状の鱗片をリュウビンタイ目に見

られる托葉伏附属器官と相同のものであろうと論じ (Nishida 1962), さらにそれが前川教授 (1950) の提唱になる S 類葉 (S-class leaf) であろうと考察した。

染色体数の 77 を Ninann のように必ずしも 11 の倍数と考える必要はない。80 から減少したと考えるのも良い。個々に独立した孢子嚢をもったリュウビンタイ ( $n=80$ ) から 2 個減少して進化し, 特殊な集合子嚢群 *synangia* をもったリュウビンタイモドキ ( $n=78$ ) となったと考えられるが<sup>1)</sup>, リュウビンタイモドキの 78 個のうちの 1 個は残りの 77 個よりもいちじるしく小型で (Ninann 1956b, figs, 1, 2) 明かに退化消失しつつあるものと思われる。リュウビンタイ目との比較において論ずると, ミズワラビの  $n=77$  (または  $n=76-78$ ) は  $n=80$  から由来したものと考えても良い<sup>2)</sup>。

上述のように, 孢子嚢の形や排列, 脈系, 前葉体などの比較形態学が示唆するものは, ミズワラビは独立科ミズワラビ科を立てて分類するのが妥当であるということである。またその系統はフサシダ科と共通の祖先型から派生シノモトソウ科のヒメウラジロ群に近縁のものであるということも出来る。しかし, 一方, 孢子嚢の形態を除いて, 孢子嚢の排列, 孢子の発芽様式, 染色体, 托葉伏器官, 造精器などの点ではリュウビンタイ目との類縁性が暗示される。私は系統学上重要な形質としては後者を取りあげ, ミズワラビ科とリュウビンタイ科の類縁性を新たに示唆したい。

本研究を遂行するに当って染色体数に関する文献について, 千葉大学助手, 栗田子郎氏に多大の援助をいただいたことを付記して感謝の意を表する。

### Résumé

The genus *Ceratopteris* has been treated as a member of the subfamily Gymnogrammoideae by Christensen (1938) who appreciated and conformed himself to Bower's work (1928), and of the family Adiantaceae by Holttum (1947, '49, '59) and by Alston (1956), while Hooker (1825) established an independent family Parkeriaceae for the genus *Parkeria* (= *Ceratopteris*), and distinguished it from other polypodiaceous ferns (Polypodiaceae sensu Diels 1900). Ching (1940), Copeland (1947), Pichi-Sermolli (1957, '59) and Tagawa (1959) have agreed with Hooker's treatment, though they have based on the different view points, respectively.

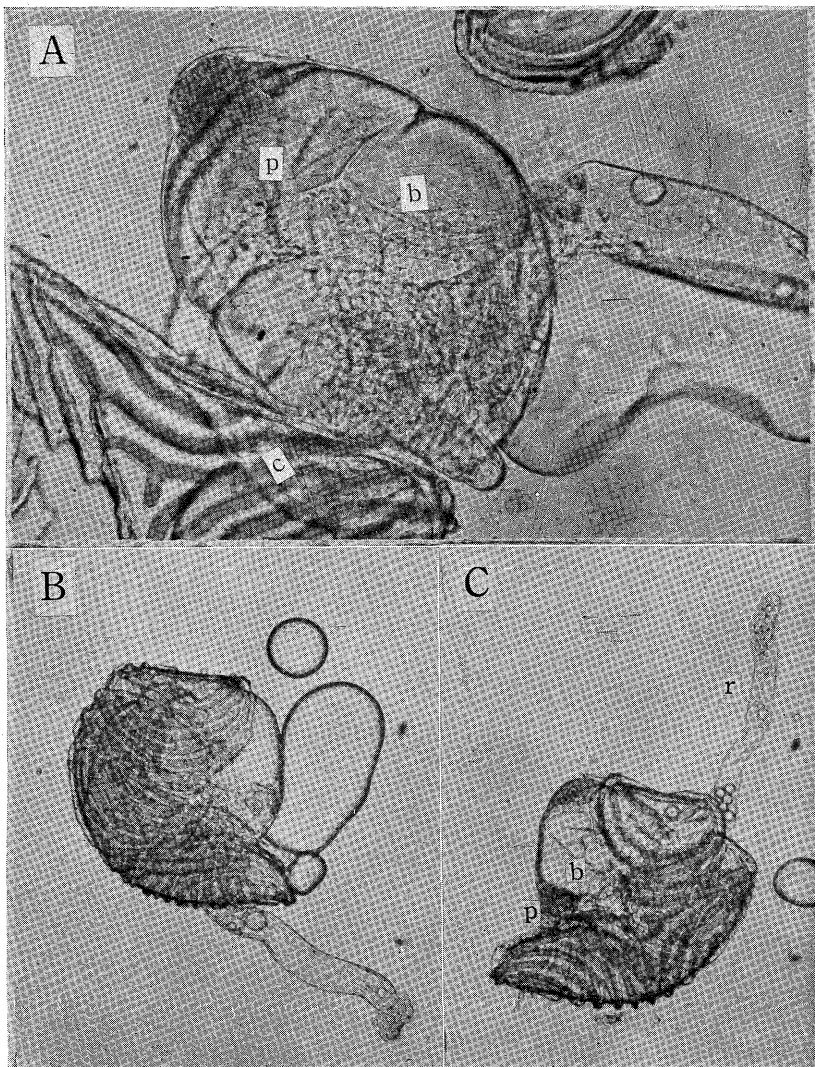
- 1) Ninann (1956 b) はリュウビンタイ科の基本数を  $x=13$  と考え, その倍数で  $n=78$  のリュウビンタイモドキが primitive で, それより  $n=80$  のリュウビンタイがみちびかれたと考えた。しかし特殊化した *synangia* を primitive な形質と考えることはとうてい出来ない。リュウビンタイには  $n=40$  が知られているがリュウビンタイモドキには  $n=30$  はまだ知られていない。
- 2) Pal (1959) の最近の研究によるとインド産のミズワラビ *Ceratopteris siliquosa* (L.) Copel. は  $n=40$  であるという。Ninann の  $n=77$  や Manton の  $n=76-78$  は当然  $n=80$  (40 の倍数体) から減少したものと考えなくてはならない。

As for the phylogeny of *Ceratopteris*, however, all botanists up to this time have appreciated Bower's consideration; namely *Ceratopteris* resembles Gymno-grammoid ferns and seems to have a common ancestor with Schizaeaceae and Osmundaceae. I have suggested, in this paper, a new consideration regarding the phylogeny of *Ceratopteris*. *Ceratopteris* would have phylogenetic affinity with Marattiales in having a pair of stipular appendages, which originate in S-class leaf (see Maekawa 1950) at the base of the petioles (Nishida 1962), centrifugal type of spore germination (cf. Momose 1941), half-immersed antheridia on the margins of prothallia, and morphological resemblance in the chromosome of both ferns (Ninann 1956a).

#### 引用文献

- Alston, A.H.G. (1956): Taxon 5: 23-25. Bower, F.O. (1926): The ferns, **1**, London. ——— (1928): The ferns, **2**, London. Christensen, C. (1938): Filicinae in Verdoorn's Manual of Pteridology: 522-550, Hague. Ching, R.C. (1940): Sunyatsenia 5: 201-269. Copeland, E.B. (1947): Genera Filicum, Mass. U.S.A. Diels, L. (1900): Parkeriaceae in Engler & Prantl's Natur. Pflanzenfam.: 339-342. Leipzig. Holttum, R.E. (1949): Biological Review, **24**: 267-296. ——— (1947) Journ. Linn. Soc. (Bot), **53**: 123-158. ——— (1954): Flora of Malaya, **2**, Ferns, Singapore. Hooker, W.J. (1825): Exotic Flora, **2**, London. Kny, L. (1875): Nova Acta Leop. Carol., **37**: 1-66. Maekawa, F. (1950): Journ. Jap. Bot. **25**: 97-102. Mahabale, T.S. (1948): Bot. Gaz., **109**: 349-354. Manton, I. (1954): Cytological notes on one hundred species of Malayan ferns, in Holttum's Flora of Malaya **2**, Ferns: 623-628, Singapore. Momose, S. (1942): Journ. Jap. Bot. **18**: 49-65, 139-152, 189-196. Nayar, B.K. (1956): Journ. Indian Bot. Soc., **35**: 333-343. Ninann, C.A. (1956a): Journ. Indian. Bot. Soc. **35**: 252-256. ——— (1956b): ib. **35**: 233-239. Nishida, M. (1957): Journ. Coll. Arts & Sci. Chiba Univ. **2**: 179-211. ——— (1962): Journ. Jap. Bot. **37**: 179-136. ——— and T. Sakuma (1961): Journ. Jap. Bot., **36**: 142-152. Pal. S. (1959): Current Science, **28**: 445. Pichi-Sermolli, R. E. G. (1958): in Hedberg's "Systemetics of today": 70-90, Upsala. ——— (1959): Pteridophyta in Turrill's Vistas in Botany: 421-493, London. Prantl, K. (1881): Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. II Heft. Leipzig. Stokey, A. G. (1950): Phytomorphology, **1**: 39-58. Tagawa, M. (1959): Coloured illustrations of the Japanese Pteridophyta, Osaka, Japan. Yabe, Y. and Yasui, K. (1913): Bot. Mag. Tokyo, **27**: 233-244.





Germinated spores forming juvenile prothallia. The second rhizoid growing from the basal cell is seen in fig. A. (About a week after sowing on the agar). Abbreviations are the same as those in Fig. 1.

M. NISHIDA: Systematic position of *Ceratopteris*